

<https://visegrad.permakultura.sk/polycultures/>



ПОЛІКУЛЬТУРИ - ПРОЦЕСИ



Павло Арданов
pavlo.ardanov@gmail.com



ПЕРЕВАГИ ПОЛІКУЛЬТУР



Пшениця на високих грядках з висадженою в рівчиках для поливу м'ятою.



Збирання врожаю пшениці у 8-річній ущільнені посадки злакових з-поміж тополь на півдні Франції. Тополя висаджена за щільністю 75% від суцільної лісопосадки, а пшениця займає 85% площі ділянки, отже посадка сформована радше за принципом ущільнення а не додавання видів. Відношення земельних еквівалентів (LER) складає понад 1.3.



Вирощування какао в системі агролісівництва у Коста Ріці. Численні культурні та обрані дикорослі види плодкових, стройових дерев, пальм та бананів формують складну неоднорідну систему. Схожі багаторісні системи використовують для вирощування кави, гевої та кокосових пальм.

Altieri MA, Letourneau DK & Davis JR (1983) Bioscience 33: 45-49.
Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, et al (2009) Agronomy for Sustainable Development 29: 43-62.
Smith AC, Harrison PA, Pérez Soba M, et al (2017) Ecosystem Services 26, Part A: 111-126.

Термін полікультура позначає сумісне вирощування різних культур на одній ділянці. Загалом, полікультурні посадки рослин дають більше врожаю, що є більш різноманітним та поживним, дозволяють більш ефективно використовувати поживні речовини з ґрунту та світло, краще протидіють шкідникам, патогенам і бур'янам, та забезпечують економічну стабільність, соціальну рівноправність та більшу роль фермера у прийнятті господарських рішень. Багатовидові системи, що дають кілька продуктів, забезпечують більш стабільний дохід, особливо якщо немає кореляції коливань цін на продукти, що виробляються.

Нещодавній метааналіз 939 систем сумісних посадок продемонстрував, що ущільнені посадки дають в середньому на 38% більше валової енергії та на 33% більше валової продукції, використовуючи при цьому на 23% менше земель.

ФУНКЦІЙНЕ РОЗМАЇТТЯ ТА ЕКОСИСТЕМНІ ПОСЛУГИ

Altieri MA (1999) Agric Ecosyst Environ 74: 19-31.

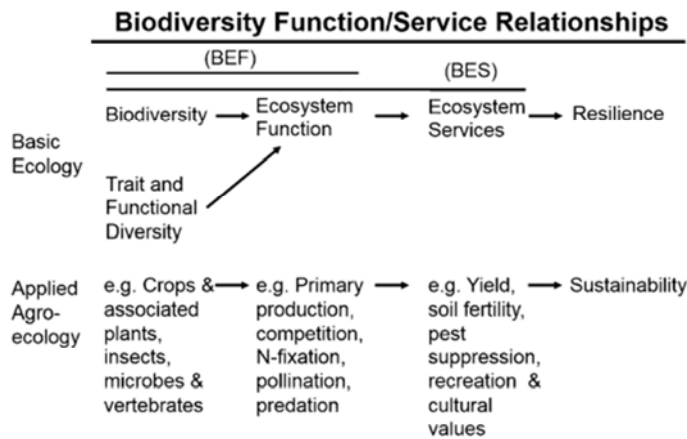


Компоненти, функції та практики збільшення біорозмаїття в агроекосистемах

На додачу до отримання врожаю біорозмаїття виконує численні екологічні функції, зокрема підтримання колообігу речовин, створення мікроклімату та регулювання місцевих гідрологічних процесів, пригнічення небажаних організмів та знешкодження шкідливих хімічних сполук.

Агроекологічні функції виконує як сплановане біорозмаїття (висаджені фермером рослини), так і асоційоване біорозмаїття (організми, що самі колонізують створену фермером систему). Зокрема бур'ян особливо важливий для забезпечення життєдіяльності та розмаїття запилювачів та організмів, що контролюють чисельність шкідників, причому місцеві види рослин зазвичай підтримують більше розмаїття місцевих корисних комах.

FUNCTIONAL DIVERSITY AND ECOSYSTEM SERVICES



Landis DA (2017) Basic and Applied Ecology 18: 1-12.
 Franco JC, King SR, Masabni JG, et al (2015) Agric Ecosyst Environ 203: 1-10.
 Fusaro S, Squartini A & Paoletti MG (2018) Applied Soil Ecology 123: 699-708.
 Malézieux E & Malézieux E (2012) Agron Sustain Dev 32: 15-29.
 Tscharrntke T, Klein AM, Kruess A, et al (2005) Ecol Lett 8: 857-874.

Biodiversity-ecosystem function (BEF) and biodiversity-ecosystem service (BES) relationships (top), and examples of their application in the agroecological literature (bottom).



Функціонування екосистеми залежить не просто від розмаїття видів, а від їх **ФУНКЦІЙНОГО** розмаїття, або наявності видів, що виконують набір різних функцій та просторовим і часовим екологічним зв'язком між видами. Особливо в збіднених, монокультурних системах збільшення розмаїття функційних груп має винятково великий вплив на екосистемні послуги.

З іншого боку, було продемонстровано що для досягнення високої ефективності виконання бажаної функції потрібна відносно невелика кількість видів. Зокрема досягти максимального виробництва біомаси в системі можна поєднавши в ній кілька високопродуктивних видів. Подальше збільшення функційного дублювання або збільшення кількості видів, що виконують однакову екосистемну функцію, має менш виражений ефект на ефективність виконання такої екосистемної функції. В екології позитивний ефект розмаїття на функціонування зберігається для від 5 до 15 видів. Проте функційне дублювання, так само як і високе розмаїття функційних груп, підвищує стійкість та еластичність екосистеми або здатність протистояти та швидко відновлюватися після дії стресорів, коли більш стійкі види можуть виконувати функції менш стійких в екосистемі. Це зветься гарантійна гіпотеза біорізноманіття.

Варто також зазначити, що створення агроекосистем з єдиною метою оптимізації виконання екосистемних послуг може конфліктувати з пріоритетом щодо

збереження рідкісних видів, оскільки остінні можуть мати незначний внесок у функціонування екосистеми.

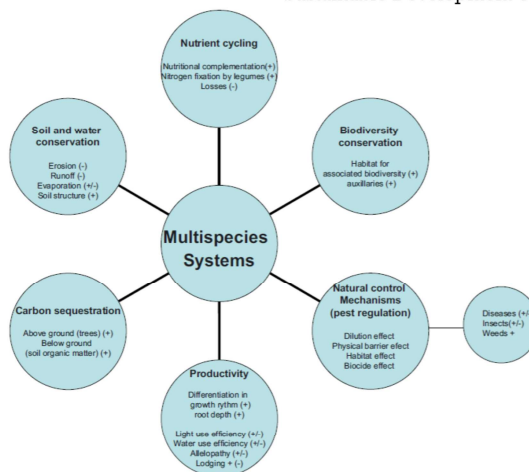
FUNCTIONAL DIVERSITY AND ECOSYSTEM SERVICES

Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, et al (2009) *Agronomy for Sustainable Development* 29: 43-62.
 Duru M, Therond O, Martin G, et al (2015) *Agronomy for Sustainable Development* 35: 1259-1281.

Concepts

- Consider landscape impacts on biodiversity
- Maintain landscape heterogeneity
- Consider compositional and configurational landscape heterogeneity
- Consider landscape connectivity
- Manage local habitats to enhance natural enemies and pest suppression
- Manage local habitats to enhance pollinators and pollination services
- Provide early-season resources for natural enemies
- Maintain resource continuity
- Importance of native vegetation for biodiversity conservation
- Reduce field sizes
- Modify chemical use
- Manage timing of disturbance events
- Increase perenniality
- Plan for landscape multifunctionality

Concepts guiding the design of agricultural landscapes to maintain or enhance biodiversity services



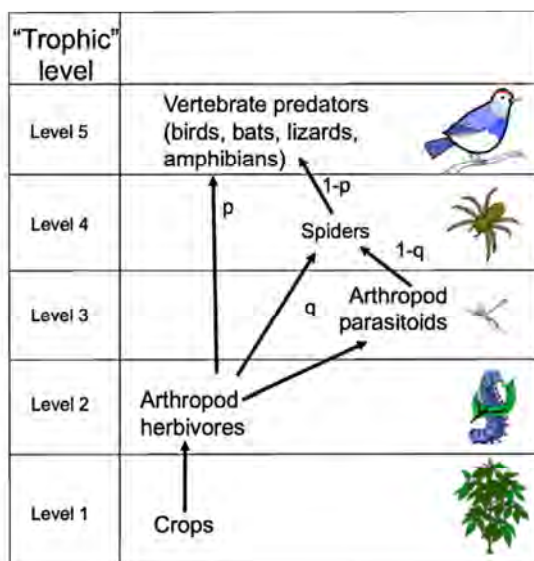
Processes and induced properties in multispecies systems.



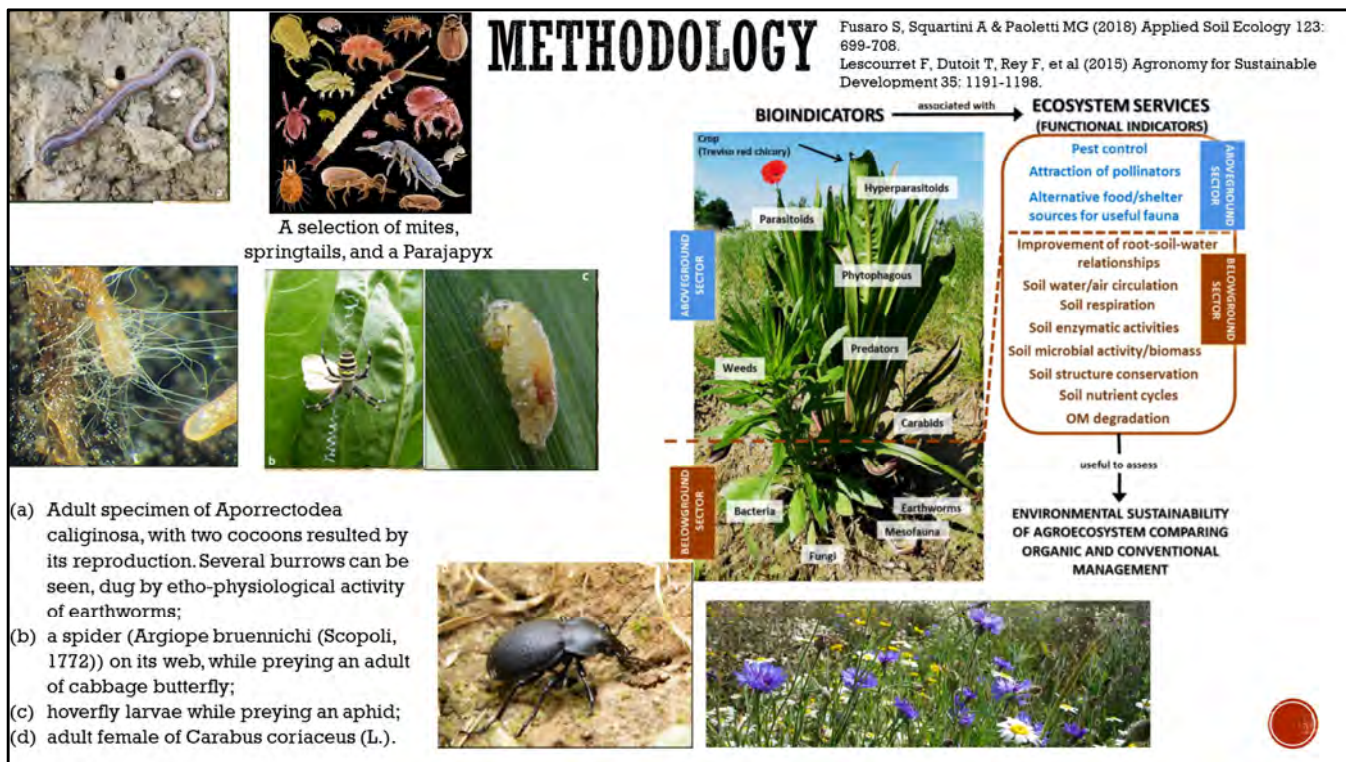
Вплив біорізноманятті в культивованих системах на захист від бур'янів, шкідливих тварин та хвороб базується на наступних механізмах: (i) зменшення концентрації ресурсів та стимулювально-стримувальне відвадження, (ii) порушення просторових циклів, (iii) порушення часових циклів, (iii) алелопатичні впливи, (iv) загальна та специфічна супресивність ґрунтів, (v) підвищення фізіологічної стійкості культур, (vi) приваблення природних мисливців на шкідників та полегшення умов їх полювання на повітряних шкідників та (vii) прямі та непрямі фізичні або бар'єрні впливи.

FUNCTIONAL DIVERSITY AND ECOSYSTEM SERVICES

Perfecto I & Vandermeer J (2015) *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 17: 522-530.



Управління біоконтролем має відбуватися на всіх трофічних рівнях. Очевидно, що повне знищення шкідників приведе до руйнування усієї трофічної мережі та зникнення мисливців на цих шкідників.



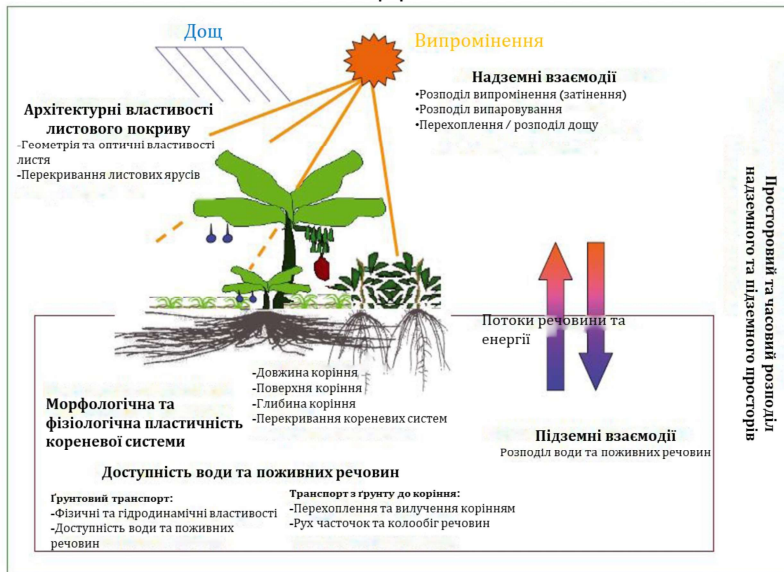
Оскільки регулювання екосистемних послуг є основної задачею управління екосистем, потрібні інструменти для оцінки ефективності впливу здійснених заходів на функціонування екосистем. Так звані організми-біоіндикатори швидше та однозначніше реагують на заходи покращення екосистемних послуг, також чисельність цих організмів корелює з чисельністю інших груп організмів екосистеми. Основними групами організмів-біоіндикаторів є наступні:

- [] Дощові хробаки - архітектори структури ґрунту, що покращують циркуляцію води, повітря та дренажні властивості ґрунту, мінералізацію органічних решток, збагачують ґрунт копролітами підвищуючи його родючості;
- [] Мезофауна (кліщі та ногохвістки) – це переважно організми, що живляться відмерлими органічними рештками (детритом), дрібні хижаки та жертви;
- [] Ґрунтові бактерії та грибки, що стимулюють розпад органічної речовини, колообіг поживних речовин, ферментативну активність ґрунту та покращення поглинання води корінням;
- [] Основні групи хижаків включно з турунами та комахами-паразитоїдами, що слугують природним контролем чисельності шкідників;
- [] Бур'яни сільгоспкультур та рослинність меж полів, що дають прихисток для зимівлі іншим організмам, є альтернативним джерелом їжі для корисних тварин та приваблюють запилювачів.

Деякі організми-біоіндикатори, зокрема хижаки та паразитоїди, є більш чутливими до змін, аніж інші. Вони належать до вищих рівнів трофічної мережі, що є найбільш

чутливими до змін у середовищі.

ВЗАЄМОДОПОВНЮВАНІСТЬ НІШ ТА РОЗПОДІЛ РЕСУРСІВ



Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, et al (2009) *Agronomy for Sustainable Development* 29: 43-62.

Franco JG, King SR, Masabni JG, et al (2015) *Agric Ecosyst Environ* 203: 1-10.

Duchene O, Vian J & Celette F (2017) *Agriculture, Ecosystems & Environment* 240: 148-161.

Gaudio N, Escobar-Gutiérrez AJ, Casadebaig P, et al (2019) *Agron Sustain Dev* 39: 1-20.

Above and belowground competition for resources in multispecies systems. The functioning of such systems is not only conditioned by the availability of environment resources but also by the ability of the component species to share them.



Розмаїття організмів підвищує продуктивність екосистем завдяки взаємодоповнюваності або комплементарності екологічних ніш, оскільки спільнота, організми якої займають різні або взаємодоповнюючі ніші, більш ефективно використовує ресурси.

Оскільки особини одного виду мають однакові потреби, і відповідно, займають одну екологічну нішу, між ними зазвичай спостерігається найвища конкуренція за світло, воду та поживні речовини. Цей феномен зветься гіпотезою Дженсена-Конела. Сильна внутрішньовидова конкуренція поширена в лісах, особливо на етапі проростання насіння та ранніх стадіях розвитку паростків. У висадку ектомікоризних дерев спостерігається протилежна ситуація – проростання насіння та виживання паростків покращується поруч з дорослими рослинами того ж виду. Особини ж різних видів використовують різні ресурси, або споживання ними однакового ресурсу рознесено у просторі або часі. Таке розділення ніш зветься міжвидовою комплементарністю або взаємодоповнюваністю. Більшість досліджень демонструють паралельну дію часової, просторової та хімічної взаємодоповнюваності у розділенні ніш.

Баланс між конкуренцією та взаємодоповнюваністю постійно змінюється. Він залежить від змін умов довкілля та стадії розвитку рослини. Наприклад, молоді рослини бобових, у яких здатність фіксувати азот у достатніх кількостях

розвивається у дорослому віці, конкурують за нітроген із спільно висадженими з ними злаками. Загалом використання різних форм певного ресурсу скорочує тривалість періоду конкуренції між рослинами. У рослинних угрупованнях майже завжди спостерігається конкуренція, проте доки взаємодоповнення переважає конкуренцію і загалом спостерігається більш ефективне використання ресурсів конкуренція не є перешкодою для ефективного функціонування спільних посадок.

Роль взаємодоповнення у прискоренні росту та збільшенні продуктивності рослин в умовах обмеженої кількості ресурсів залежить від умов конкретного довкілля. Так, в умовах обмеженої доступності N, води та P взаємодоповнюваність між бобовими та неазотфіксуючими рослинами, фосфатмобілізуючими та немобілізуючими видами та рослинами з C3 та C4 формами фотосинтезу, відповідно, надає ключову перевагу в кожній з цих ситуацій. Тому комбінація рослин з вищеперерахованих груп є одним з підходів до розробки полікультур, здатних ефективно використовувати наявні ресурси.

ВЗАЄМОДОПОВНЮВАНІСТЬ НІШ ТА РОЗПОДІЛ РЕСУРСІВ

Duchene O, Vian J & Celette F (2017)
Agriculture, Ecosystems & Environment 240:
148-161.

Часова взаємодоповнюваність

Змінна ущільнена посадка



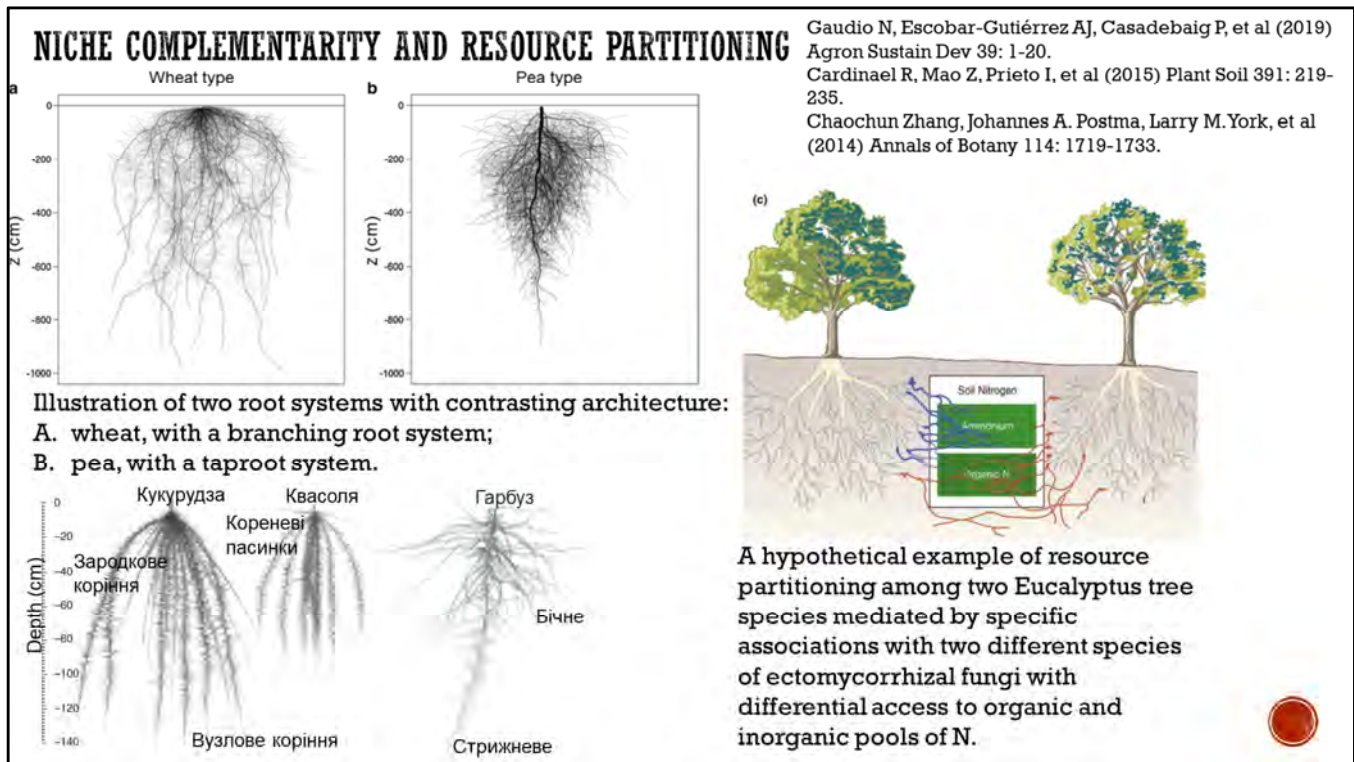
University of Manitoba <http://www.umanitoba.ca/outreach/naturalagriculture/articles/seededcover.html>



Конюшина червона, висаджена як змінна культура з озимом пшеницею



Прикладом часової взаємодоповнюваності є підсівання навесні конюшини попід озиму пшеницю. У цьому випадку бобова рослина-ґрунтопокривник не гальмує ріст основної злакової культури, оскільки конюшина починає швидко рости лише після збирання врожаю пшениці.



Кореневі системи різних рослин можуть мати взаємодоповнюючі характеристики за наступними параметрами:

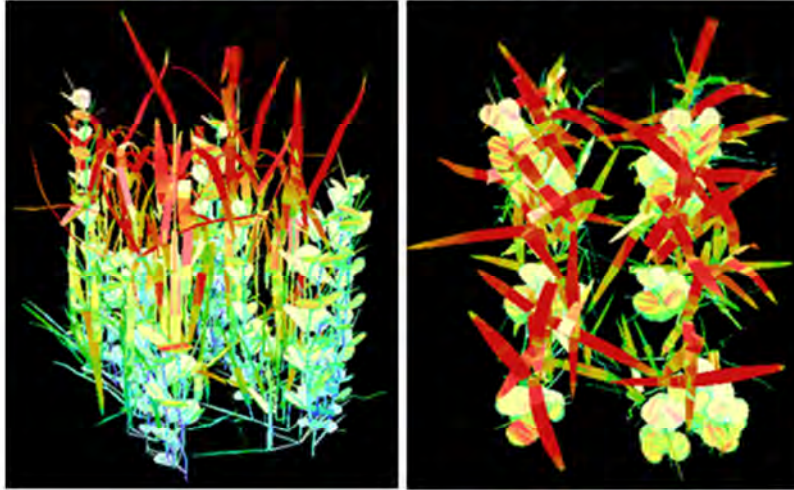
1. Морфологічна пластичність – розташування коріння у просторі та часі, інвестиція в кореневу біомасу (або швидкість росту коріння та співвідношення біомаси коріння та пагонів, довжина та площа поверхні коріння). Та
2. Фізіологічна пластичність – швидкість поглинання ресурсів, що залежить від активності ферментативних систем.

Рослини полікультури можуть просторово взаємодоповнювати одна одну використовуючи ресурси з різних шарів ґрунту. [] Прикладом є ущільнена посадка кукурудзи, гарбуза та квасолі, в якій коріння кукурудзи розростається біля поверхні ґрунту, коріння квасолі більш рівномірно займає всю товщу ґрунту, а ріст коріння гарбузів залежить від наявності у ґрунті фосфору. Причому всі ці 3 види утворюють більше бокового коріння у полікультурі порівняно з монокультурою.

Конкуренція може призводити до стратифікації або розшарування ніш поміж культурами, що спільно вирощуються. Наприклад, ячмінь, висаджений в полікультурі з горохом, формує глибшу кореневу систему аніж в монокультурі. Те саме часто спостерігається в агролісівництві. Наприклад, грецький горіх, поміж рядами якого висаджено озиму пшеницю, формує глибшу кореневу систему.

[] Компоненти полікультури можуть взаємодоповнювати один одного в плані споживання поживних речовин, якщо різні рослини потребують різної кількості або здатні споживати різні хімічні форми поживних речовин. Це зветься хімічною комплементарністю, і вона, зокрема, включає азотфіксацію бобовими рослинами, мобілізацію різних форм органічного та неорганічного N різними видами симбіотичних мікоризних грибів, продукування рослинами та асоційованими з ними мікроорганізмами різних форм ферментів та сидерофорів, що переводять поживні речовини в доступну для рослин форму.

ВЗАЄМОДОПОВНЮВАНІСТЬ НІШ ТА РОЗПОДІЛ РЕСУРСІВ



Горизонтальна (ліворуч) та вертикальна (праворуч) проєкції сумісної посадки пшениці та гороху. Градієнт кольорів (від синього до червоного) вказую на кількість світла, яке отримує орган рослини.

Gaudio N, Escobar-Gutiérrez AJ, Casadebaig P, et al (2019) *Agron Sustain Dev* 39: 1-20.
Duchene O, Vian J & Celette F (2017) *Agriculture, Ecosystems & Environment* 240: 148-161.
Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, et al (2009) *Agronomy for Sustainable Development* 29: 43-62.

Світловий режим листового покриву визначається кількістю та якісними показниками отриманого світла, архітектурою листового покриву, а також оптичними властивостями листя та ґрунту. «Ідеально» взаємодоповнююча архітектура листя буде між високими культурами з прямостоячим та вузьким листям і нижчими рослинами зі сланким або горизонтальним широким листям.

Наприклад, полікультура твердих сортів пшениці та озимого посівного гороху на 10% ефективніше уловлює світло. В цій полікультурі взаємодоповнюваність переважає конкуренцію також завдяки різним вегетаційним періодам рослин та покращеним постачанням спільноті нітрогену завдяки азотфіксуючій здатності гороху. В результаті врожайність пшениці у цій полікультурі підвищується на 20%.

Розподіл водних ресурсів між рослинами в полікультурі залежить не лише від глибини кореневої системи, але й від різниці випаровування та транспірації між різними культурами. В умовах недостатності водних ресурсів більш конкурентоздатний вид буде домінувати пригнічуючи ріст інших видів. Так, посуха мало вплинула на ріст вігні (або коров'ячого гороху), тоді як спільно висаджене з ним африканське просо втратило біомасу.



NICHE COMPLEMENTARITY AND RESOURCE PARTITIONING

Wetzel, W.W., Basler, G., Meyer, S.J. et al. (2017) Basic and Applied Ecology 23: 1-23

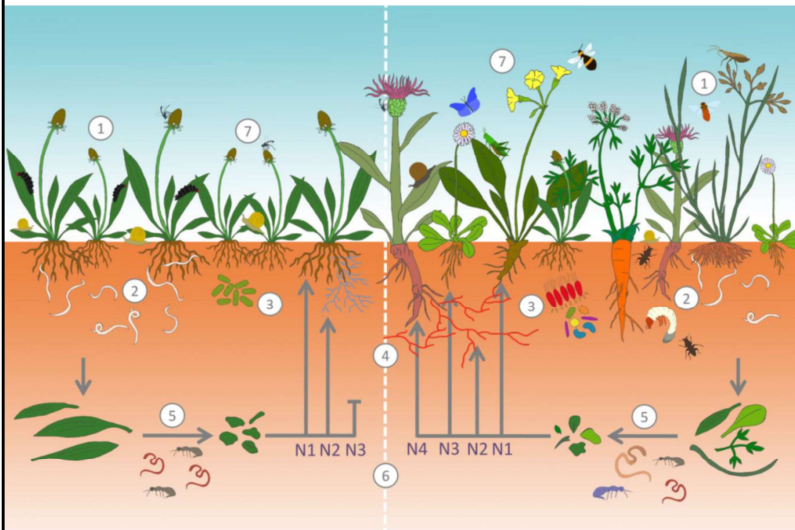


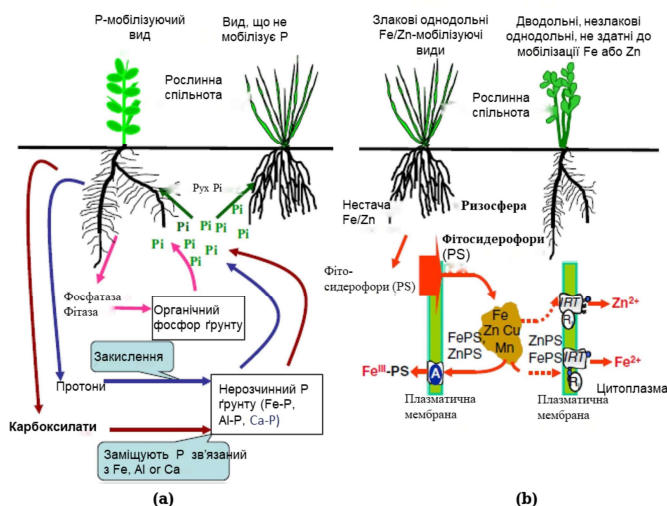
Illustration of various mechanisms underlying species complementarity as observed in the Jena Experiment. Left: plant monoculture; right: plant polyculture. (1) & (2) above- and belowground herbivory (Eisenhauer et al. 2012b), (3) plant protection against soil-borne pathogens by soil bacteria (including plant growth promoting rhizobacteria) (Latz et al. 2012) and effects of microbial pathogens (Maron et al. 2011; Schnitzer et al. 2011); (4) soil nutrient uptake through mycorrhizal fungi (Wagg et al. 2011); (5) decomposition of organic material by the decomposer community (Eisenhauer et al. 2012a), (6) gradual recycling of nutrients in soil with different nitrogen species (N1-N4, Eisenhauer 2012), (7) pollination. Functional diversity of bee pollinators was shown to increase crop yield (Hoehn, Tschardt, Tylianakis & Steffan-Dewenter 2008).



Li L, Tilman D, Lambers H, et al (2014) *The new phytologist*. 203: 63-69.
 Franco JG, King SR, Masabni JG, et al (2015) *Agric Ecosyst Environ* 203: 1-10.

ЕКОЛОГІЧНЕ СПРИЯННЯ

Malézieux E & Malézieux E (2012) *Agron Sustain Dev* 32: 15-29.
 Gaudio N, Escobar-Gutiérrez AJ, Casadebaig P, et al (2019) *Agron Sustain Dev* 39: 1-20.



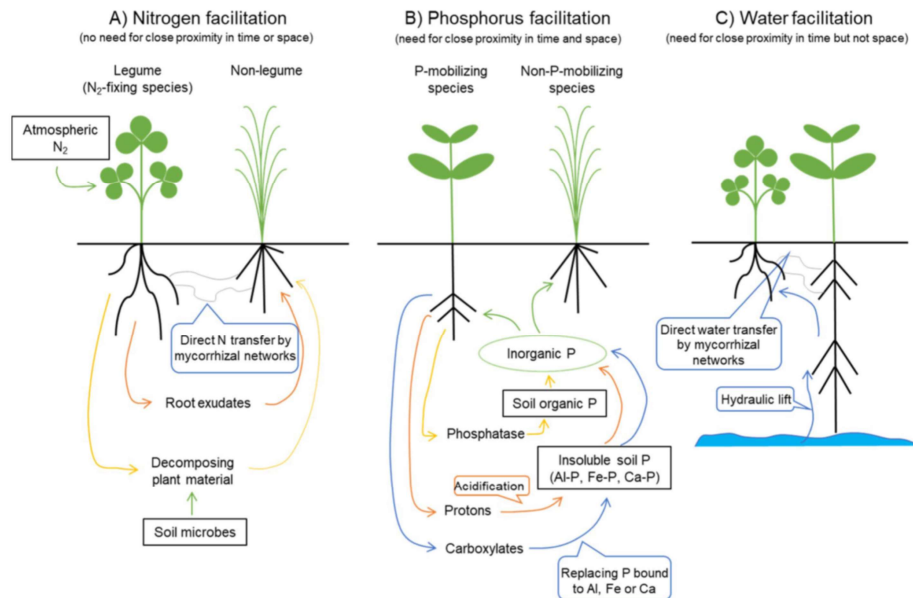
Схематичне представлення механізму екологічного сприяння в полікультурах завдяки збільшенню біодоступності (мобілізації) поживних речовин:
 (а) Збільшення біодоступності **фосфору (P)** при сумісному вирощуванні P-мобілізуючих та немобілізуючих видів.
 (б) Можливий механізм збільшення міжвидової біодоступності **заліза (Fe) та цинку (Zn)** при сумісному вирощуванні злакових да дводольних рослин.

На відміну від екологічної взаємодоповнюваності, що стосується розподілу ресурсів між різними рослинами, екологічна фасилітація або сприяння є прикладом ПОЗИТИВНОЇ взаємодії між видами. Наприклад, екологічне сприяння виникає між видами, один з яких робить певний ресурс доступним для іншого виду. У багатому на ресурси середовищі зазвичай спостерігається більше конкуренції між видами, тоді як у СУВОРИХ УМОВАХ докілька більшу роль у формуванні спільноти відіграє екологічне сприяння. Виходячи з цієї логіки, для максимальної продуктивності на менш родючих ґрунтах та в більш суворих умовах потрібне більше розмаїття видів. Наприклад, фасилітація є більш вираженою на лужних та нейтральних ґрунтах, де біодоступність P є низькою, що стимулює вироблення протонів та органічних кислот певними рослинами, і цей процес покращується завдяки доступності азоту якщо в спільноті присутні азотфіксатори. Ці 3 розглянуті процеси (конкуренція, функційне взаємодоповнення та екологічне сприяння) часто діють водночас. Наприклад, конкуренція зі злаками стимулює бобові зв'язувати більше нітрогену ніж в монокультурі, тоді як завдяки виробленню органічних кислот бобові збільшують доступність фосфору для злаків.

Варто зазначити, що екологічне сприяння для збільшення доступності поживних речовин потребує тісного контакту корневих систем рослин. Наприклад, між фосформобілізуючими та немобілізуючими видами.

ЕКОЛОГІЧНЕ СПРИЯННЯ

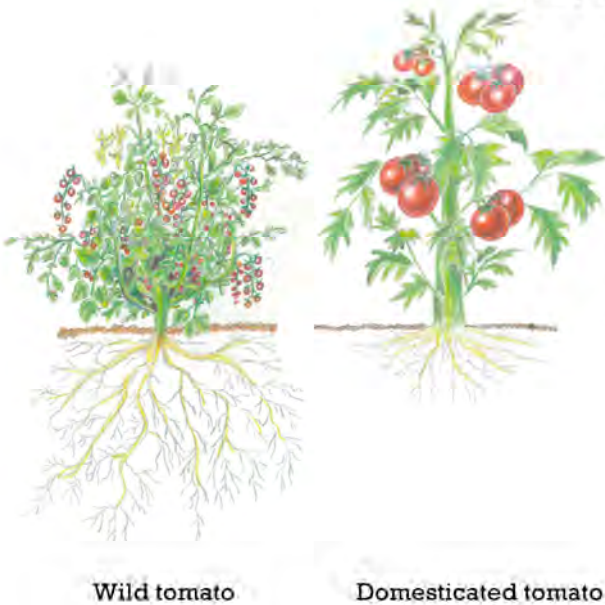
Homulle, Z., George, T. S. & Karley, A. J. Root traits with team benefits: understanding belowground interactions in intercropping systems. *Plant and Soil* **471**, (2022).



Interspecific facilitation of nitrogen (N), phosphorus (P) and water acquisition. Belowground transfer mechanisms of N from legumes to non-legumes include direct transfer by mycorrhizal fungi, root exudates, and indirectly through the decomposition of plant material, such as dead roots and plant litter (**A**) (adapted from Thilakarathna et al. 2016). Belowground mobilizing mechanisms of soil organic P and insoluble soil P include secreting phosphatases, or exudation of carboxylates or protons. The soluble inorganic P can then be utilized by both P-mobilizing and non-P-mobilizing plant species (**B**) (adapted from Li et al. 2014). Hydraulic lift and transfer of water to component crops plays an important role in the facilitation of water acquisition (**C**). Mycorrhizal networks can also contribute to the transfer of water between neighbouring plants

FACILITATION

Milla R, Garcia-Palacios P & Matesanz S (2017) J Ecol 105: 885-889.



Domestication and further crop evolution have changed plant phenotypes. Crops and their wild progenitors show contrasting traits, including size of organs, patterns of biomass allocation to plant functions, growth habit and phenology. Those and other traits might influence yield and other ecosystem services of croplands. In the picture, caricature drawings of *Solanum pimpinellifolium* L. (wild progenitor of tomato, left), native to the dry coastal lowlands of Ecuador and Peru, and of *Solanum lycopersicum* L. (domesticated tomato, right).

Селекція культурних рослин в монокультурах часто призводила до відбору конкурентних а не колаборативних рис. Тому вторинні сільгоспкультури, що зазнали меншого впливу селекції, потенційно здатні співіснувати та підтримувати більш розмаїті полікультури.



TRAIT-BASED APPROACH

Funk JL, Larson JE, Ames GM, et al (2017) Biological Reviews 92: 1156-1173.
 Martin AR & Isaac ME (2015) J Appl Ecol 52: 1425-1435.
 Perfecto I & Vandermeer J (2015) Perspect Plant Ecol Evol Syst 17: 522-530.



Example traits	Organismal processes	Community processes	Ecosystem processes
Leaf chemistry and longevity	Carbon balance Disease resistance Growth rate	Competition Herbivory Succession	Decomposition Nutrient cycling Productivity
Leaf and stem hydraulic traits	Drought tolerance	Competition and facilitation	Hydrology Precipitation patterns
Fine root traits	Soil resource uptake Growth rate	Competition and facilitation Community invasibility	Decomposition Soil development

Whole plant functional traits	Leaf functional traits	Root functional traits	Reproductive traits
Maximum plant height	Photosynthetic capacity (A_{max} , A_{mass})	Rooting depth	Seed mass
Size at reproductive onset	Leaf respiration (R_{area} , R_{mass})	Specific root length (SRL)	Seed number
Leaf mass fraction	Leaf N concentration (N_{area} , N_{mass})	Root dry mass	Fruit mass
Root mass fraction	Leaf P concentration (P_{area} , P_{mass})	Root length	Fruit number
	Specific leaf area (SLA)	Root N concentration	Flower color
	Leaf area	Root dry matter content	Phenology
	Leaf tissue density		



Екологія функційних рис часто використовується для передбачення взаємодії видів, що визначається як функція, залежна від їх морфологічних, хімічних та фенологічних або часових характеристик. Основними групами рис, що визначають поширення видів, динаміку спільнот та функційні характеристики екосистем є максимальні розміри рослини та її окремих органів, характеристики листя, коріння та репродуктивні характеристики. Екологічно значущі функційні риси (або набори рис) лежать в основі гіпотез механічного розуміння (i) реакції рослини на впливи довкілля (це так звані риси реакції) та (ii) впливу рослини на функціонування екосистеми (це риси ефекту). До того ж бувають опосередковані рисами непрямі ефекти, коли проста наявність павуків спричиняє негативний вплив на коників, що мають ховатися від нападу, в результаті чого вони з'їдають менше листя.

TRAIT-BASED APPROACH

Perović DJ, Gámez-Virués S, Landis DA, et al (2018)
Biological Reviews 93: 306-321.

Arthropod traits	Trait type	Other traits to consider in concert	Ecological mechanism	Driven by
Body size	Environmental response	<i>Interacts with:</i> wing length, dispersal mode	Greater dispersal ability	Dominance
	Trophic response	<i>Interacts with:</i> trophic level, mouthpart morphology, activity time (diurnal)	Higher nutritional requirements	Dominance
	Ecosystem effect	<i>Links with:</i> corolla depth and width, nectar volume, activity period (annual rhythm)	Access to nectar partitioning	Dominance Complementarity
Feeding specialisation	Environmental response	<i>Co-correlated with:</i> dispersal ability	Complementarity, intra-guild predation	Complementarity
	Ecosystem effect	<i>Interacts with:</i> phenology, hunting mode		
		<i>Links with:</i> body size of prey		
Dispersal tendency	Environmental response	<i>Interacts with:</i> reproductive potential, dispersal ability, trophic level	Sampling effects (resource availability)	Dominance
		<i>Co-correlated with:</i> trophic level	Generalist predators	Dominance
Activity period (annual rhythm)	Environmental response	<i>Interacts with:</i> phenology	Resource locating, response to disturbance events	Dominance
	Trophic response	<i>Co-correlated with:</i> activity period, reproductive potential (clutch size), generations per year (voltinism), age at maturity		
Activity time (diurnal)	Environmental response	<i>Interacts with:</i> feeding specialisation	Greater opportunity to respond to disturbances	Dominance
	Trophic response	<i>Co-correlated with:</i> reproductive potential (clutch size), generations per year (voltinism), dispersal ability		
		<i>Links with:</i> dispersal ability	Activity period should match nectar availability	Dominance
Hunting mode	Environmental response	<i>Interacts with:</i> blooming period	Wider range in flowering time provides longer access	Complementarity
	Trophic response	<i>Links with:</i> body size, trophic level, extra-floral nectaries	Diurnal period and temporal avoidance	Dominance
Colour preference	Environmental response	<i>Interacts with:</i> nectar production (diurnal), extra-floral nectaries	Activity time should match nectar production	Dominance
	Trophic response	<i>Co-correlated with:</i> body size, trophic level	Range of activity time in flower visitors avoids competition	Complementarity
Colour preference	Environmental response	<i>Interacts with:</i> body size, relative prey size	Intra-guild predation	Complementarity
	Trophic response	<i>Links with:</i> plant structure	Sampling effect	Dominance

Arthropod traits identified to underpin responses to environmental and trophic filters, and the ecological mechanisms that drive them



Важливість використання функційних рис підтверджується, зокрема, тим фактом, що такі характеристики комах, як розмір та характер гніздування краще передбачають контроль шкідників в сільському господарстві, аніж видова належність.

TRAIT-BASED APPROACH

Perović DJ, Gámez-Virués S, Landis DA, et al (2018)
Biological Reviews 93: 306-321.

Arthropod traits	Trait type	Other traits to consider in concert	Ecological mechanism	Driven by
Body size	Environmental response	<i>Interacts with:</i> wing length, dispersal mode	Greater dispersal ability	Dominance
	Trophic response	<i>Interacts with:</i> trophic level, mouthpart morphology, activity time (diurnal)	Higher nutritional requirements	Dominance
	Ecosystem effect	<i>Links with:</i> corolla depth and width, nectar volume, activity period (annual rhythm)	Access to nectar	Dominance
Feeding specialisation	Environmental response	<i>Interacts with:</i> phenology, hunting mode	Competition/resource partitioning	Complementarity
	Ecosystem effect	<i>Co-correlated with:</i> dispersal ability	Complementarity, intra-guild predation	Complementarity
	Ecosystem effect	<i>Links with:</i> body size of prey	Sampling effects (resource availability)	Dominance
Dispersal tendency	Environmental response	<i>Interacts with:</i> reproductive potential, dispersal ability, trophic level	Generalist predators	Dominance
	Environmental response	<i>Co-correlated with:</i> phenology	Resource locating, response to disturbance events	Dominance
Activity period (annual rhythm)	Environmental response	<i>Co-correlated with:</i> activity period, reproductive potential (clutch size), generations per year (voltinism), age at maturity	Greater opportunity to respond to disturbances	Dominance
	Trophic response	<i>Interacts with:</i> feeding specialisation	Activity period should match nectar availability	Dominance
	Trophic response	<i>Co-correlated with:</i> dispersal ability	Wider range in flowering time provides longer access	Complementarity
Activity time (diurnal)	Trophic response	<i>Links with:</i> blooming period	Durnal period and temporal avoidance	Dominance
	Trophic response	<i>Interacts with:</i> body size, trophic level, extra-floral nectaries	Activity time should match nectar production	Dominance
Hunting mode	Ecosystem effect	<i>Co-correlated with:</i> body size, trophic level	Range of activity time in flower visitors avoids competition	Complementarity
	Ecosystem effect	<i>Interacts with:</i> body size, relative prey size	Intra-guild predation	Complementarity
Colour preference	Trophic response	<i>Links with:</i> plant structure	Sampling effect	Dominance
	Trophic response	<i>Links with:</i> flower colour		Dominance

Arthropod traits identified to underpin responses to environmental and trophic filters, and the ecological mechanisms that drive them

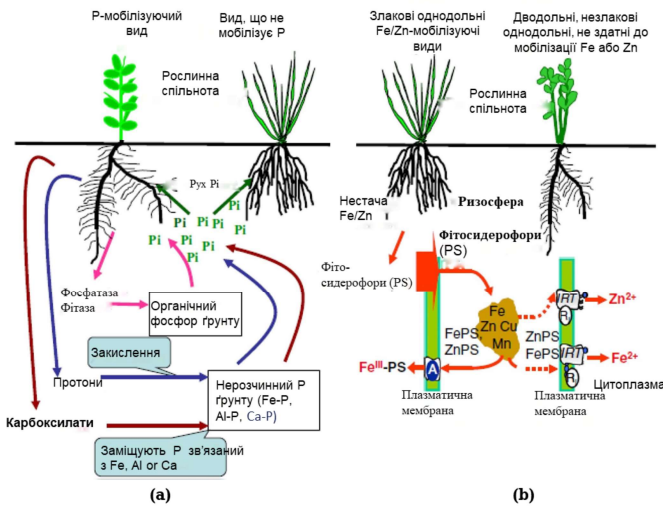


Важливість використання функційних рис підтверджується, зокрема, тим фактом, що такі характеристики комах, як розмір та характер гніздування краще передбачають контроль шкідників в сільському господарстві, аніж видова належність.

Li L, Tilman D, Iambers H, et al (2014) The new phytologist. 203: 63-69.
 Franco JG, King SR, Masabni JG, et al (2015) Agric Ecosyst Environ 203: 1-10.

ФУНКЦІЙНІ РИСИ

Malézieux E & Malézieux E (2012) Agron Sustain Dev 32: 15-29.
 Gaudio N, Escobar-Gutiérrez AJ, Casadebaig P, et al (2019) Agron Sustain Dev 39: 1-20.



Екологічну нішу можна визначити як комбінацію певних функційних рис організму, оскільки конкуренція між рослинами часто призводить до ієрархічної диференціації ознак або спеціалізації та збільшення пристосованості до певної ніші. Теоретично співіснування великої кількості видів можливе тоді, коли їх ніші мінімально перекриваються, результатом чого є збільшення розмаїття значень функційних рис у спільноті.

Тому важливо підбирати види із взаємодоповнюючими структурними та функціональними рисами. Так успішна полікультура з багатьох видів може поєднувати швидко- та повільнорослі культури, коротко- та довгоживучі рослини, світлолюбні та тіньовитривалі, культури з поверхневою та глибокою кореновими системами, азотфікатори та неазотфіксуючі культури, високі рослини з вузькими кронами та розлогі низькорослі або повзучі рослини.

Також поєднання рослин згідно їх функційних рис має розглядатися в динаміці. Наприклад, ущільнююча культура, що підсівається попід іншу, дорослу культуру, повинна добре переносити затінення на стадії паростків. Або якщо культура формує розлогу горизонтальну кореневу систему її компаньйон має формувати глибокий стрижневий корінь на ранніх стадіях росту для уникнення конкуренції.

ФУНКЦІЙНІ ГРУПИ

+ Азотфікс. симб.

+ Мікор. симб.



Бобові



- Азотфікс. симб. Злакові Хрестоцвіті - Азотфікс. симб.
+ Мікор. симб. - Мікор. симб.

Functional traits that vary in plant groups, here are shown three types of symbiotic groups, from zero symbioses (brassica) to two symbioses (legumes).



Snapp S (2017) Chapter 5 - Designing for the Long-term: Sustainable Agriculture. In: Agricultural Systems, Elsevier Inc: 123-167.
Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, et al (2009) Agronomy for Sustainable Development 29: 43-62.
Gaudio N, Escobar-Gutiérrez AJ, Casadebaig P, et al (2019) Agron Sustain Dev 39: 1-20.
Evers JB, Werf VD, Wopke, Stomph TJ, et al (2019) Journal of Experimental Botany 70: 2381-2388.

В екології відомо, що функціонування екосистеми забезпечується РОЗМАЇТТЯМ ЖИТТЄВИХ ФОРМ, а не просим розмаїттям видів. Тому для зручності створення полікультур види рослин об'єднують у функційні групи, які, наприклад, можуть відображати здатність до симбіозу з азотфіксуючими бактеріями та мікоризними грибами, як це зображено на слайді. Злакові, хрестоцвіті та бобові представляють 3 основні родини сільгоспкультур, кожна з яких має відмінні функційні риси та асоційована з різними групами мікроорганізмів. Другорядні види рослин у спільноті, що повільно використовують ресурси, сприяють формуванню спільноти ґрунтових мікроорганізмів з переважанням грибків, завдяки чому інші висаджені з ними рослини краще витримують водний стрес і можуть продовжувати поглинати нітроген у посушливих умовах.

Але поєднання видів у функційні групи не завжди вірно відображає функційне розмаїття та приховує дрібніші відмінності поміж видами. Більше того, багато чи навіть більшість функційних рис рослин є пластичними, і характер їх прояву має складну залежність від структури рослинної спільноти (наприклад, уникнення затінення чи формування органів більшого розміру для компенсації меншої кількості ресурсів). Оскільки риси рослин пластичні, а бази даних зазвичай повідомляють середні значення функційних рис, використання баз має обмежений потенціал у передбаченні екологічних взаємодій.

ЗАПИТАННЯ

- Як збільшити позитивні взаємодії (взаємодоповнення та функційне сприяття) та зменшити негативні (конкуренція) між рослинами полікультури, між якими проявляються як позитивні, та негативні типи взаємодій водночас?

